Untersuchungen über die Aufnahme von stickstoffhaltigen organischen Substanzen durch die Wurzel von Phanerogamen bei Ausschluß der Kohlensäure

von

Dr. Viktor Grafe.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität.

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Juli 1909.)

Die Aufnahme von Kohlenstoffverbindungen durch die Wurzeln phanerogamer Pflanzen, sowohl stickstofffreier als auch stickstoffhaltiger, ist heute eine durchaus erwiesene Tatsache. Die alte Humustheorie, welche von Liebig, Boussingault und anderen Forschern gestürzt worden war, enthielt zweifellos einige richtige Momente. Wenn auch die Kohlensäure der Luft als wichtigste Kohlenstoffquelle für den Aufbau der Pflanzensubstanz fungiert, war es gewiß zu viel behauptet, als man der organischen Substanz des Bodens als solcher jeden Nährwert für die höhere Pflanze absprechen wollte. Von neueren Beobachtungen über die Aufnahme organischer Substanz durch die Phanerogamenwurzel seien nur die von Acton,[1] Mazé,[2] Mazé und Perrier[3] und namentlich die von J. Laurent[4] genannt, welch letzterer sein Hauptgewicht auf die Fernhaltung jeder Bakterieninfektion legte. Bezüglich der Aufnahme von

[1] H. Acton, Proceed. Royal. Soc., London, Vol. XLVII, p. 150 (1890), zitiert nach F. Czapek, Biochemie der Pflanzen, I, p. 396.

[2] Mazé, Assimil. des hydrates de carbone et élaboration de l'azote organique dans les végétaux sup. Compte rend., T. 138 (1899).

[3] Mazé et Perrier, Compte rend., T. 139, p. 470 (1904).

[4] J. Laurent, Compte rend., T. 125, p. 887 (1897); T. 135, p. 870 (1902); Révue générale de bot., T. 16, p. 14 (1904).

organischen Stickstoffverbindungen haben namentlich Versuche von Lutz[1] und Nikitinsky[2] in bejahendem Sinne entschieden. In neuester Zeit hat sich besonders J. Lefèvre[3] mit dieser Frage beschäftigt und kam zu dem Schlusse, daß die Aufnahme organischer Substanz aus dem Boden mitunter als ein sehr beträchtlicher Faktor für die Entwicklung der höheren Pflanze in Betracht komme, ja, daß sie mit ihnen allein als Kohlenstoff- und Stickstoffquelle einen großen Teil ihres Lebens, wenn nicht ihre vollkommene Entwicklung durchlaufen könne, also ohne jede Mitwirkung der Luftkohlensäure, in kohlensäurefreier Atmosphäre. Aber auch diese Synthese vollziehe sich nur im Lichte, sei eine Funktion des Chlorophylls. Das Vorkommen von Amiden in Keimpflanzen ist ein sehr häufiges. Asparagin, aber auch Leuzin, Tyrosin, Glykokoll, Oxamid, werden durch Abbau aus den Reserveproteiden der Samen gebildet und verschwinden, wenn man die Pflanzen ans Licht bringt, in dem Maße, als Eiweiß gebildet wird, dienen also wohl, wie im tierischen Stoffwechsel als Bausteine für die spezifischen Eiweißkörper der Pflanze.

Die Versuche Lefèvre's bezweckten nun die Lösung der Frage, ob die Pflanze auch bei vollständigem Mangel an Luftkohlensäure ihren ganzen Kohlenstoffbedarf aus diesen Bausteinen der Eiweißkörper, wenn sie ihrem Nährsubstrat hinzugefügt werden, zu entnehmen imstande ist und ihre Gewebe damit aufbauen kann. Zur Entscheidung dieser Frage mußte zunächst die richtige qualitative Auswahl und Bestimmung der nicht mehr toxisch wirkenden Menge vorhergehen; die Versuche führten zu einem Gemenge von

Tyrosin . . . . 0·1 *g*
Glykokoll . . . . . 0·4
Alanin . . . . 0·4
Oxamid . . . . 0·1
Leuzin . . . . 0·1

[1] Lutz, Annales science naturelle, T. VII, p. 1 (1899).

[2] J. Nikitinsky, Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XXXVII, p. 365 (1902).

[3] J. Lefèvre, Sur le développement des plantes à chlorophylle, à l'abri du gaze carbonique de l'atmosphère, dans un sol amidé, à dose non toxique. Révue générale de botan., T. XVIII (1906).

Dieses Gemisch wurde in einen Nährboden eingetragen, welcher aus 500 *g* feinen Sandes und fein gehackten Mooses bestand und das Ganze mit 200 cm^3 Detmer'scher Nährlösung gut durchgefeuchtet. Der Versuchsapparat besteht aus einer auf Glas aufgeschliffenen und luftdicht befestigten Glocke, in welche aus einem Gasometer sorgfältig von CO_2 befreiter Sauerstoff eingeleitet werden kann, wobei durch konzentrierte Barytlösung unter der Glocke für Absorption der Atmungskohlensäure und durch eine Bewässerungsvorrichtung für hinreichende Feuchtigkeit während der achtwöchentlichen Versuchszeit gesorgt wird. Die zum Versuch verwendete Kresse muß vorher eine dreiwöchentliche normale Entwicklung durchmachen, um für die folgenden abnormalen Kulturbedingungen kräftig genug zu sein. Dann vermag sie den Kohlensäureentzug mit Hilfe der Amide[1] völlig zu überdauern, wächst kräftig heran und vervielfacht ihr Trockengewicht, während die kohlensäurefrei ohne organische Substanz gezogenen Pflanzen sehr bald zugrunde gehen.

Pilzinfektion stellte sich nur in geringem Maßstabe ein, auf Fernhaltung von Bakterien wurde kein Gewicht gelegt, weil, wie Lefèvre ausführt, die gebotenen Amide bei Gärung und Fäulnis als letzte Produkte der Bakterientätigkeit auftreten, demnach kein Substrat ihres Stoffwechsels bilden können.

Bei Beginn dieser Arbeit, deren experimenteller Teil von Frau Edith Weiser unter meiner Leitung durchgeführt wurde, hatte ich die Absicht, die Lefèvre'schen Versuche zunächst in Kürze zu wiederholen und anknüpfend daran die einzelnen Amide auf ihren Nährwert zu prüfen. Es ergab sich aber bald die Notwendigkeit, einige Änderungen in der Versuchsanstellung vorzunehmen. Als Versuchspflanzen zog ich *Phaseolus vulgaris* den von Lefèvre verwendeten Pflanzen vor (Kresse), da deren größerer Reservestoffgehalt eine Vorentwicklungsperiode unnötig macht. Denn dadurch wird reichlich Gelegenheit zur Infektion gegeben und gerade das war es, was ich im Gegensatz zu Lefèvre tunlichst vermeiden wollte. Durch die Mitwirkung von Fremdorganismen, unter denen zweifellos auch solche sich

---

[1] Ich gebra uchedas kurze Wort »Amid« für das richtigere »Aminosäure«, wobei auch z. B. Oxamid, welches ja ein Säureamid ist, der Kürze halber unter diesem Namen einbezogen sein mag.

befinden, welche wie uns der häufig auftretende Ammoniakgeruch nach Abbrechen der Versuche lehrte, die gebotenen Amide abbauen, wird jede Genauigkeit sowohl in bezug auf die chemische Prüfung des Nährsubstrates unmöglich gemacht, durch welche wir uns über die Aufnahme der Amide durch die Pflanzenwurzel informieren wollten, ebenso wie die Entwicklung der Pflanze selbst darunter leidet, wenn, wie dies in unseren Versuchen nur zu häufig geschah, schon nach der zweiten Woche ein dicker Pilzbelag Oberfläche der Nährlösung und Wurzeln bedeckt, selbst wenn Glocken und alle verwendeten Kulturgefäße vorher einer gewissenhaften Reinigung mit Sublimat unterzogen worden waren. Darum mußte uns auch daran gelegen sein, unsere Resultate in kürzester Zeit zu erzielen; dazu gerade ist eine dreiwöchentliche Vorentwicklungsperiode der Versuchspflanzen ganz ungeeignet, denn während dieser Zeit ungestörter Assimilation können wohl genügend Reservestoffe gespeichert werden, um während der ersten Versuchstage eine genauere Kontrolle unmöglich zu machen. Zu diesem Zwecke entfernten wir auch bei einem Teil der Versuche die Kotyledonen gänzlich oder zum Teil, denn *Phaseolus vulgaris* ist eine genügend widerstandsfähige Pflanze, um sich auch unter diesen Umständen nicht zu langsam zu entwickeln.

Ferner schien uns auch eine Änderung in bezug auf die Darbietung der Amide angebracht; das Moos, welches bei Lefèvre einen Teil des Kultursubstrates ausmacht, gibt CO_2 ab, wenn auch nach Lefèvre in geringen Mengen, das Nachgießen der Erde ist aus technischen Gründen unbequem und endlich können die Bakterien des Bodens, welche selbst das Erhitzen beim Sterilisieren überdauern, durch ihren Stoffwechsel eine Umwandlung der Amide in anorganische Stickstoffsubstanzen bewirken, die dann als solche der Pflanzenwurzel zur Nahrung dienen. Deshalb wurde statt der Erde die Nährlösung als Nährsubstrat gewählt, schon wegen der leichteren Dosierung der organischen Stickstoffsubstanzen, aber auch weil uns ein Parallelversuch mit Lefèvre'scher Erde lehrte, daß dort die Verpilzung viel leichter zu vermeiden ist und schließlich, weil die Nährlösung in bezug auf quantitative Bestimmung der zurückbleibenden Substanzen leichter zu handhaben ist.

Die lufttrocknen Samen wurden zunächst in einer 1‰ Sublimatlösung mit der Bürste gewaschen, dann in sterilisiertem destilliertem Wasser sorgfältig abgespült und in der mit Sublimat gründlich gewaschenen Hansen'schen Kammer auf Filtrierpapier keimen gelassen, das vorher im strömenden Dampf sterilisiert, steril in die Kammer gebracht und mit sterilisiertem Wasser befeuchtet worden war. Die Kulturgläser wurden im Dampftopf sterilisiert, mit Filtrierpapier umwickelt zur Kammer gebracht, von der Hülle befreit und rasch hineingeschoben. Drinnen wurden sie mit Organtin überspannt und mit der vorher bereiteten und sterilisierten organischen Lösung (die Amide waren ganz nach Lefèvre's Vorschrift in der entsprechenden Menge Knop'scher Flüssigkeit aufgelöst) beschickt. Dann wurden nach Entfernung der Testa, unter Umständen auch beider oder eines Teiles der Kotyledonen, die Bohnen durch die Maschen gesteckt und nun möglichst rasch in die mit Sublimat gewaschene, völlig adjustierte und neben die Kammer aufgestellte Glocke gebracht. Es braucht nicht gesagt zu werden, daß nach jeder Sublimatwaschung sorgfältig mit sterilisiertem Wasser nachgespült wurde. Durch die Glocke, die am Südfenster eines ziemlich gleichmäßig temperierten Versuchsraumes placiert war, konnte vermittels einer entsprechenden Vorrichtung kontinuierlich Luft gepreßt werden, welche zunächst, aus der Pumpe kommend, einen mit Schwefelsäure gefüllten Blasenzähler, dann ein umfangreiches mit Kalistücken und Natronkalk zur Befreiung von CO_2 gefülltes System passieren mußte, schließlich durch ein langes Rohr, auf den Boden der Glocke geleitet wurde. Die Glocke bot Raum zur Aufstellung von sieben Versuchsgläsern mit je zehn Pflanzen, die alle in einer großen Kristallisierschale standen, welche mit Barytwasser gefüllt war. In diese Barytlösung tauchte das Rohr, so daß die Luft die Flüssigkeit passieren mußte, um durch ein kurzes, im Halse der Glocke endigendes Rohr herausgeführt zu werden, wobei sie zur Kontrolle durch eine Woulff'sche Flasche strich, die mit Barytwasser gefüllt war. Der Tubus der Glocke war mit einem paraffinierten Kork, durch dessen Bohrungen jene beiden Röhren zogen, luftdicht verschlossen. Neben den Amidpflanzen wurden stets auch solche in normaler und stickstofffreier Nährlösung mit unter die Glocke gestellt und eine normale Kultur zum

Vergleich außerhalb der Glocke zur Entwicklung gebracht. Im folgenden ist ein Auszug aus dem Versuchsprotokoll gegeben:

Versuch vom 20. Juni bis 12. Juli.

Die Keimlinge werden ergrünt, bei beginnender Entfaltung der Primordialblätter in Kultur genommen.

Glas					
Glas *A*:	normale Nährlösung,		Pflanzen	mit beiden Kotyledonen	im kohlensäurefreien Raum.
» *B*:	» »		»	mit $^1/_2$ Kotyledo	
» *C*:	» »		»	ohne Kotyledo	
» *D*:	» »	+5 Amiden	»	mit beiden Kotyledonen	
» *E*:	» »	+5 »	»	mit $^1/_2$ Kotyledo	
» *F*:	» »	+5 »	»	ohne Kotyledo	

Außerdem normale Kulturen mit 2, $^1/_2$ und ohne Kotyledo in gewöhnlicher Luft.

Nach Abbruch des Versuches zeigte *A* intensiv grüne, dicke, durchschnittlich 11 *cm* lange Stengel, nur bei vier Pflanzen Blätter entfaltet, Hauptwurzel kurz, gelblich, reichliche weiße Nebenwurzeln, Kotyledonen, braun, meistens aufgebraucht, zwei Pflanzen zugrunde gegangen.

B: Stengel gelb, schlaff, Blätter kaum entfaltet, Hauptwurzel doppelt so lang wie bei *A*, weniger Nebenwurzeln.

C: Ohne Entwicklung zugrunde gegangen.

D: Stengel intensiv grün, stark, 10·6 *cm* hoch, Hauptwurzel braun, kurz, Nebenwurzeln kurz und dick, Kotyledonen aufgebraucht.

E: gelb, verwelkt, schlaff, Wurzeln braun, wenige Nebenwurzeln, Kotyledonen aufgebraucht.

F: Nicht entwickelt

Wir sehen also, daß die Pflanzen in CO_2 freier Luft sich im Verlaufe der drei Wochen nur auf Kosten ihrer Reservestoffe weiterentwickelt haben, dann aber zugrunde gehen. In normaler Kultur aber sind die Pflanzen nach Maßgabe ihrer Reservestoffe größer oder kleiner, ganz normal zur Entwicklung gelangt. Nur die Reservestoffe vermögen bei ersteren die Krisis länger hinauszuschieben.

Versuch vom 24. November bis 8. Dezember.

A: Normale Nährlösung, $^1/_2$ Kotyledo. Die Pflanzen erreichen eine Höhe von 8·3 *cm*, Stengel dünn, Blätter entfaltet, aber sehr klein, Wurzeln weiß und lang, zahlreiche Nebenwurzeln.

B: Normale Nährlösung + 5 Amide, $^1/_2$ Kotyledo. Stengel 4·2 *cm* hoch, Hypokotyle licht, Blätter kaum entwickelt, Hauptwurzel braun, statt der Nebenwurzeln Bulbillen.

C: Normale Nährlösung + Glykokoll, $^1/_2$ Kotyledo. Stengel 5·2 *cm*, hellgrün, Blätter entfaltet, aber sehr unscheinbar, Wurzel braun, mit Bulbillen besetzt.

Resultat. In kohlensäurefreier Luft führt der teilweise Mangel an Reservestoffen ein früheres Zugrundegehen der Pflanzen herbei als in normaler Atmosphäre, und auch das Vorhandensein von Amiden hat keinen retardierenden Einfluß auf die Krise, im Gegenteil will es scheinen, als ob sie nachteilig wirkten und als ob die Schädigung bei Vorhandensein eines einzigen geringer sei als bei mehreren. Die Versuche werden von nun ab mit $^1/_2$ Kotyledo durchgeführt.

Es wurde in Hinkunft neben die bereits beschriebenen Versuchsgläser auch ein solches eingeschaltet, welches nur ein Amid in der Nährlösung in dem Mengenverhältnis der Summe aller Amide enthielt.

Versuch mit Glykokoll.

7. bis 21. November.

A: Glas mit normaler Nährlösung
B: » » » » + 0·586 *g* der Amide: Glykokoll, Alanin, Oxamid, Leuzin, Tyrosin, im Lefèvre'schen Verhältnis[1]
C: Glas mit normaler Nährlösung + 0·586 *g* Glykokoll
} im kohlensäurefreien Raum.

Bei *A*: Stengel durchschnittlich 13·3 *cm* hoch, Primordialblätter entwickelt, Wurzeln 6·3 *cm* lang, zahlreiche Nebenwurzeln.

B: Kleinere Stengel, Primordialblätter entwickelt, Wurzeln braun, Nebenwurzeln als Bulbillen.

C: Stengel länger, Wurzeln wenig gebräunt, wenig Nebenwurzeln.

26. Februar bis 3. März.

A: Stengelhöhe durchschnittlich 6·2 *cm*, Blätter vollkommen entfaltet, Wurzel 8·8 *cm* mit zahlreichen langen, weißen Nebenwurzeln.

B: Stengel 4·4 *cm*, Epikotyle sehr klein, nur wenige Blätter entfaltet, Wurzeln braun mit bräunlichen fädigen Nebenwurzeln und zahlreichen Bulbillen, Stengel schlaff und gelblich.

C: Normale Nährlösung mit 0·212 *g* Glykokoll (dieselbe Gewichtsmenge, mit welcher das Glykokoll im früheren Versuch als Komponente der Amid-

[1] Diese 0·580 *g* waren in 370 cm^3 Wasser gelöst, also ganz dem Lefèvreschen Mischungsverhältnis entsprechend, der in 700 *g* Medium (Sand + Wasser) 1·1 *g* aufgelöst hatte.

mischung figurierte): Stengel durchschnittlich 5·8 *cm*, Blätter meistens entfaltet, Epikotyle klein, Wurzeln gelblich mit starken Nebenwurzeln und Bulbillen; von 11 Pflanzen sind 9 entwickelt.

Die oberirdischen Organe der kohlensäurefrei gezogenen Pflanzen nehmen etwa durch 10 Tage eine normale Entwicklung, nach. Verbrauch der Reservestoffe beginnen sie einzugehen. Während aber dabei die in normaler Nährlösung gezogenen ein normales Wurzelsystem ausbilden, sind die Wurzeln in der Amidlösung kurz, braun und mit Bulbillen statt der Nebenwurzeln besetzt. Hypokotyle sind blaß und durchscheinend. Die Glykokollpflanzen nehmen in jeder Beziehung eine Mittelstellung ein, an der Hauptwurzel bilden sich neben zahlreichen Bulbillen wenige weiße Nebenwurzeln aus.

Versuche mit Alanin.

9. bis 25. Februar.

A: Stengellänge 6·4 *cm*, Blätter entfaltet, Wurzeln 9·8 *cm*, reichliche weiße Nebenwurzeln.

B: Stengel hell, 5·4 *cm*, Wurzeln braun, 3·9 *cm* lang, keine Nebenwurzeln, zahlreiche Bulbillen.

C (0·212 *g* Alanin): Stengel 5·6 *cm*, Blätter wenig entfaltet, Wurzeln 3·8 *cm*, braun, reichliche gelbe Nebenwurzeln, viele Bulbillen.

Die Entwicklung der Pflanzen hatte am zwölften Tag aufgehört. Ein Versuch vom 11. bis 27. Dezember hatte ein gleichsinniges Resultat ergeben.

Pflanzen, welche Alanin in der Nährlösung erhalten, zeigen also folgendes Aussehen: Durchschnittshöhe 5·9–5·6 *cm*. Stengel ziemlich stark und sehr hell, Blätter klein und wenig entwickelt, Wurzeln bräunlich mit wenig Nebenwurzeln und vielen Bulbillen. Die Pflanzen sterben ab, sobald der Reservevorrat aufgebraucht ist.

Versuche mit Oxamid.

27. März bis 10. April.

A: Durchschnittshöhe 5·6 *cm*, Wurzeln 5·2 *cm*, normal ausgebildet.

B: Höhe 4·3 *cm*, Stengel hell, Wurzeln 4·9 *cm*, ohne Nebenwurzeln, braun, mit Bulbillen besetzt.

C: Stengel 4·9 *cm* hoch, Wurzeln 3 *cm* lang, mit zahlreichen gelblichen Nebenwurzeln.

Versuche mit Leuzin.

15. Jänner bis 1. Februar.

A: Durchschnittshöhe 4·5 *cm*, Wurzeln 2·9 *cm*, normal entwickelt, zahlreiche weiße Nebenwurzeln.

B: Höhe 3·8 *cm*, Stengel hell und dünn, Hauptwurzel 3 *cm*, braun, dünn, keine Nebenwurzeln.

C: Höhe 5·3 *cm*, Stengel hell und dünn, zahlreiche gelbbraune Nebenwurzeln.

Ein Versuch vom 23. April bis 7. Mai ergibt ein gleichsinniges Resultat. Die Versuche werden immer dann abgebrochen, wenn die Pflanzen unter der Glocke ihre Entwicklung einstellen und anfangen zu verwelken.

Ein Vergleich der fünf Amide untereinander wurde in dem Versuch vom 28. Mai bis 12. Juni angestellt.

A (normale Nährlösung): Stengel 8·2 *cm*, acht Blattpaare bei zehn Pflanzen entfaltet, Wurzeln normal, 3·1 *cm* lang.

B (normale Nährlösung + 5 Amiden): Stengel ziemlich stark, aber schlaff, 6·9 *cm* lang, Blätter nur bei zwei von zehn Pflanzen einigermaßen entwickelt, Wurzeln braun, mit Bulbillen besetzt, 3·2 *cm* lang.

C (normale Nährlösung + 0·212 *g* Alanin): Stengel 6·2 *cm*, hell, schlaff, vier Blattpaare entfaltet, Wurzeln braun, 3·9 *cm* lang, mit wenigen braunen Nebenwurzeln.

D (normale Nährlösung + 0·212 *g* Glykokoll): Stengel 7·1 *cm*, fünf Blattpaare entfaltet, Wurzeln 3·9 *cm*, wenige Nebenwurzeln, braun.

E (normale Nährlösung + 0·054 *g* Oxamid): Stengel 6·4 *cm*, fünf Blattpaare entfaltet, Wurzeln 3·4 *cm* lang, wenige braune Nebenwurzeln.

F (normale Nährlösung + 0·054 *g* Leuzin): Stengel im Gegensatz zu den vorigen stark und fest, nicht schlaff, 7·4 *cm* hoch, fünf Blattpaare völlig entfaltet, Wurzelsystem braun, aber reich verzweigt, Hauptwurzel 2·5 *cm* lang.

G (normale Nährlösung + 0·054 *g* Tyrosin): Stengel wie bei *F*, 7·3 *cm* lang, acht Blattpaare entfaltet, Wurzeln reich verzweigt, 2·3 *cm* lang.

Die in kohlensäurefreiem Raum befindlichen Pflanzen gehen, wenn ihre Reservestoffe aufgebraucht sind, gleichgültig ob ihnen in der Nährlösung Amide geboten werden oder nicht, zugrunde. Sie finden also offenbar nach Verbrauch ihres Reservestoffvorrates keine Kohlenstoffquelle in kohlensäurefreier Luft und vermögen die in der Nährlösung befindlichen Amine nicht auszunützen. In Bestätigung dieses Befundes konnte auch in Schnitten durch verschiedene Regionen der Wurzel und des Stengels durch mikrochemische Reaktionen niemals das Auftreten eines der gebotenen Amine nachgewiesen werden, so daß es zweifelhaft bleiben muß, ob dieselben überhaupt aufgenommen wurden. Die Wägung der nach Abbruch des Versuches in den Gläsern nach Verdampfen des Wassers zurückgebliebenen Trockensubstanz ergab wohl gewöhnlich ein kleines Minus, das sich aber nicht definitiv auf die Aufnahme seitens der Pflanze beziehen läßt, da Infektion der Kulturgläser trotz der angewendeten

Vorsichtsmaßregeln kaum jemals vollständig vermieden werden konnte.

Daß die gebotenen organischen Stoffe aber, auch wenn sie nicht in nachweisbaren Mengen aufgenommen wurden, einen Einfluß genommen haben, ergibt sich sehr deutlich aus dem veränderten Aussehen der betreffenden Pflanzen, wie das aus den geschilderten Versuchen hervorgeht, denen noch eine ganze Reihe anderer, gleichsinnig verlaufener, an die Seite gestellt werden könnte. Die Wirkung der Amine macht sich als Giftwirkung namentlich im Habitus der Wurzel geltend, die eine Verlängerung erfährt, mit welcher Braunfärbung, Unterdrückung der Ausbildung des Systems der Nebenwurzeln Hand in Hand geht, statt deren stecknadelkopfgroße Anschwellungen an der Hauptwurzel auftreten. Diese Giftwirkung, welche sich an den oberirdischen Organen dadurch zeigt, daß die Stengel schlaff und durchscheinend, allgemein kürzer werden und die Blätter kaum zur Entwicklung gelangen, nimmt mit der absoluten Menge der gebotenen organischen Substanz zu, sie ist in einem Gemisch von fünf Amiden am größten. Von den einzelnen Amiden zeigt aber Leuzin und Tyrosin die Giftwirkung stark vermindert, in Annäherung an die normalen Verhältnisse.

Jedenfalls haben die angestellten Versuche gelehrt, daß sich bei *Phaseolus vulgaris* durch Darbietung von Amiden in der Nährlösung nach Lefèvre'scher Vorschrift, keinerlei Ersatz der Kohlenstoffquelle der Luft bewirken läßt, daß vielmehr mit und ohne Amide die Pflanzen im kohlensäurefreien Raum zugrunde gehen, sobald ihre Reservestoffe aufgebraucht sind, was man auch deutlich aus dem Umstande ersehen kann, das unter solchen Umständen die Vegetationszeit sich nur durch ein Mehr an Reservevorrat verlängern läßt, daß sie also bei Belassung beider Kotyledonen am längsten ist und nach Entfernung der Kotyledonen ein Minimum erreicht. Die Amide üben vielmehr nur eine vergiftende Wirkung aus, die sich namentlich in der Schädigung des Wurzelsystems dokumentiert und die nur bei Tyrosin und Leuzin sehr reduziert erscheint. Trotz unserer durchaus negativen Resultate in bezug auf die Möglichkeit, daß *Phaseolus vulgaris* in Nährlösungen gezogen, im kohlensäurefreien Raum einzelne oder ein bestimmtes Gemenge von Amidosäuren als

Kohlenstoff- und Stickstoffquelle zum Aufbau seiner Körpersubstanz zu verwenden in der Lage ist, möchten wir doch diese Möglichkeit für Kulturbedingungen und Kulturpflanzen, wie sie Lefèvre verwendet hat, nicht in Abrede stellen.

In bezug auf ihre schädliche Wirkung auf oberirdische und unterirdische Organe ist für die verwendeten Aminosäuren folgende Reihenfolge mit Rücksicht auf ihre Darbietung in normaler Knop'scher Nährstofflösung aufzustellen:

Am schädlichsten wirken 5 Amide, dann folgen Glykokoll, Alanin, Tyrosin, Leuzin.

In von anorganischem Stickstoff freier Nährlösung ist die Giftwirkung überhaupt nicht so ausgesprochen, die Reihenfolge nicht wesentlich verändert.[1] (Die Versuchsdaten, welche das beweisen, sind hier der Raumersparnis wegen nicht wiedergegeben.)

---

[1] Es mag hier darauf hingewiesen werden, daß in neuester Zeit durch W. Palladin festgestellt wurde, daß die Pflanzenzelle Chromogene enthält, auf welche durch Oxydasen Sauerstoff übertragen wird, wodurch sie zu Farbstoffen werden. In der lebenden Zelle wird, ohne daß der Farbstoff in Erscheinung träte, diese Oxydation wieder durch Reduktasen rückgängig gemacht. Aber beispielsweise in abgetöteten Zellen überwiegt der erstere Prozeß, so daß angeschnittene Früchte, Preßsäfte aus Pflanzenteilen etc. an der Luft rasch braune Farbe annehmen. Nun wird nach den Feststellungen dieses Forschers (Ber. der deutschen bot. Ges., Bd. 26*a* [1908], p. 125 und 389), welche sich zum Teil auf die früheren Untersuchungen E. Overton's (Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 23, p. 171 [1898]) stützen, die Menge des Atmungschromogens durch Zuführung organischer Substanzen, namentlich Zucker, vergrößert. Es mag auch in unseren organischen Nährlösungen ein solcher Fall vorliegen, welcher in der Weise zu erklären ist, daß durch die gesteigerte Zufuhr organischer Substanz die oxydative Stoffwechseltätigkeit vergrößert und dadurch die Wirkung der Oxydase zu einer überwiegenden wird, hinter der die Tätigkeit des reduzierenden Fermentes zurückbleibt. Da durch die neueren Untersuchungen Raciborski's (Ber. der Krakauer Akademie der Wiss., 1905, Nr. 6, p. 338 bis 346) das Vorhandensein solcher Fermente in den Wurzelzellen festgestellt worden ist, mag die konstante Braunfärbung der Keimwurzeln in organischen Nährlösungen vielleicht damit ihre Erklärung finden.

Tabelle I.

Versuche mit Phaseolus vulgaris-Pflanzen, denen 1/2 Kotyledo belassen ist, in kohlensäurefreiem Raume.

Normal		Normal + 5 Amide		1 Amid		
Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	
0·2 6·3 12·4	4·5 6·8 9	3 6 9	5 5·7 6·5	3 6 9	4 6·8 9·5	8. bis 21. Nov.
Wurzeln weiß, zu dichtem Knäuel verwickelt, zahlreiche Nebenwurzeln	Primordialblätter völlig entwickelt, Laubblätter beginnen sich zu entwickeln	Wurzeln braun, statt der Nebenwurzeln meist Bulbillen. Wenn Nebenwurzeln auftreten, sind sie kurz, borstenförmig	Blätter mäßig entwickelt, Stengel schlaff	Wurzeln nur ein wenig gebräunt, mäßige Anzahl von borstenförmigen braunen Nebenwurzeln	Primordialblätter bei den meisten fast vollkommen ausgebildet	Glykokoll 0·580 *g* in 370 cm^3 H_2O
4 7 10	2 5·5 9	1 3 5	0·7 2·8 5	2 4 6	3·5 5·9 8·3	24. Nov. bis 3. Dez.
Hauptwurzeln weiß, sehr lang, viele Nebenwurzeln	Stengel lang, dünn, Blätter bis auf ein Blattpaar ganz klein	Hauptwurzeln braun, mit Bulbillen besetzt, keine Nebenwurzeln	Hypokotyle ganz licht gefärbt, Blätter kaum entwickelt	Hauptwurzeln lang, mit vielen Bulbillen, wenige, meist sehr dünne Nebenwurzeln	Stengel lang, dünn, Blätter in der Entfaltung begriffen	Glykokoll 0·580 *g*

5·2 9·1 13 Weiße Wurzeln mit ziemlich starken Nebenwurzeln, vereinzelte Bulbillen	2 5·3 8·7 Stengel dick, grün, Blätter vollkommen entfaltet, gut entwickelt	1 3 5 Wurzeln braun, mit kurzen, fädigen, braunen Nebenwurzeln und mit Bulbillen	2·5 4·2 6 Stengel dick, aber ziemlich schlaff, starke Krümmungen	0·2 3·1 6 Lange, starke, braune Nebenwurzeln, die aber meistens fadenförmig endigen, Hauptwurzel dick	2·7 4·8 6·8 Stengel fest, Blätter teils ausgebreitet, teils in Entwicklung begriffen	26. Febr. bis 13. März Glykokoll 0·212 *g* in 370 *cm*³ H_2O
1·5 5 8·5 Wurzeln mäßig dick, ziemlich kurz, mit reich verzweigten Nebenwurzeln, einzelne braune Spitzen	3·5 6·6 8·8 Stengel ziemlich dünn, aber fest und stark, Blätter ziemlich entfaltet	0·5 2·7 5 Ziemlich lange dunkelbraune Hauptwurzeln, mit zahlreichen Bulbillen besetzt	1·3 2·9 4·6 Stengel ziemlich dick und hell gefärbt, Epikotyle welk und schlaff	1·2 4·1 7 Lange, braune Hauptwurzeln mit wenigen langen Nebenwurzeln	3·5 5·2 7 Stengel ziemlich stark, die meisten Blätter entfaltet, aber gerunzelt	28. Mai bis 11. Juni Glykokoll 0·212 *g*
				1·5 3·2 5 Braune Hauptwurzeln mit wenigen dicklichen, braunen Nebenwurzeln und zahlreichen Bulbillen	2·5 4·2 6 Stengel hellgrün, mäßig dünn, Blätter in der Entfaltung begriffen	Alanin 0·212 *g* in 370 *cm*³ H_2O

Normal		Normal + 5 Amide		1 Amid		
Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	
5 9·8 14·5	1·2 4·3 7·5	1 3·5 6	1 3·7 6·5	1 3·2 5·5	4 5·2 6·5	9. bis 23. Febr.
Wurzeln lang, weiß, mäßig dick, reichliche Nebenwurzeln	Stengel mäßig dick, ziemlich lichtgrün, Blätter meist entfaltet	Wurzeln braun, keine Nebenwurzeln	Stengel ziemlich stark, hell gefärbt	Wurzeln braun, von Schleimhüllen umgeben, die reichlichen Nebenwurzeln kurz, dick, gelb, viel Bulbillen	Blätter entfaltet, dunkelgrün, Stengel dick, ziemlich hell	Alanin 0·212 *g*
0·1 5·8 11·5	1·5 4·4 7·4	0·2 2·6 5	1 2·7 4·5	0·2 1·4 3	2·5 4·7 7	11. bis 27. Dez.
Lange, weiße Hauptwurzeln, reichliche Nebenwurzeln	Blätter meist entfaltet, Hypocotyle verdickt	Braun und ziemlich stark, einige wenige braune Nebenwurzeln	Zum Teil ganz verkümmert, die übrigen schlaff und welk	Wurzeln sehr kurz, dunkelbraun, fädige, kurze Nebenwurzeln[1]	Stengel sehr hell, dünn, Blätter kaum entfaltet; einige Pflanzen ganz zugrunde gegangen	Alanin 0·580 *g* in 370 cm^3 H_2O

[1] In allen Fällen, wo von der Ausbildung der Nebenwurzeln in den organischen Lösungen die Rede ist, sieht man Nebenwurzeln stets über dem Organtin ausgebildet, während in der Nährlösung selbst meistens an Stelle der Nebenwurzeln nur Bulbillen ausgebildet werden.

Tabelle II.

Normal		Normal + 5 Amide		Normal + 1 Amid		
Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	
				1 3·8 6·5 Hauptwurzeln hellgelb, lang, verzweigtes, mäßig starkes Wurzelsystem, Nebenwurzeln weiß und dünn	1 4 7 Stengel sehr hellgrün, dünn, Blätter bei drei Pflanzen entwickelt	11. bis 27. Dez. Oxamid 0·58 *g* in 370 *cm*³ H_2O
1·5 5·3 9 Wurzeln zahlreich, lang und stark, reich verzweigt	2·5 4·2 6 Stengel dick, hellgrün, Blätter ausnahmslos entfaltet	3·7 5·8 7·5 Dicke, kurze Hauptwurzel, ganz gebräunt, Bulbillen sehr zahlreich	3 4·1 5·2 Stengel hellgrün, dick, Blätter kaum entwickelt	1·7 3·9 6 Hauptwurzel gelbbraun, Nebenwurzeln gelb, zahlreich, ziemlich stark, gegen die Spitze fadendünn	3·2 4·7 6·2 Hellgrün, Blätter bis auf zwei Pflanzen entfaltet	27. März bis 10. April Oxamid 0·058 *g* in 370 *cm*³ H_2O

Normal		Normal + 5 Amide		Normal + 1 Amid		
Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	
				1 3·8 6·5 Braune Hauptwurzeln mit verzweigtem Wurzelsystem	2 4 6 Stengel dünn, aber fest, hellgrün, Blätter bei sechs Pflanzen ausgebildet	28. Mai bis 11. Juni Oxamid 0·058 *g*
0·5 2·8 5 Reichliches Wurzelsystem, ganz weiß	1·5 3·8 6·1 Stengel dünn, mit braunen Flecken, fünf Blattpaare entwickelt	0·2 3·5 6·8 Hauptwurzeln braun und lang, Bulbillen	1·2 3·8 5·5 Stengel hell, dick, Blätter nicht entwickelt	1 4·3 7·5 Hauptwurzeln lang, braun, stark, zahlreiche dünne Nebenwurzeln, viele Bulbillen	2·5 4·4 6·3 Stengel hell, dünn, braune Flecken, Blätter bei fünf Pflanzen entfaltet	15. bis 30. Jänner Leuzin 0·586 *g* in 370 cm^3 H_2O
1·2 2·9 4·5 Normal entwickelt	0·7 3·4 6 Stengel dünn, weißlichgrün, drei Pflanzen entwickelt	0·5 2·8 5 Wenige dicke, fädig endigende Nebenwurzeln, Hauptwurzeln braun mit Bulbillen	0·5 3·3 6 Stengel dünn, schlaff, Blätter nicht entwickelt	0·5 4·3 8 Nebenwurzeln spärlich, lang und fädig, in der Nährlösung selbst sehr dick und lang	2·8 5 7·2 Stengel dick, tiefgrün, fest, Blätter sämtlich entfaltet	23. April bis 7. Mai Leuzin 0·054 *g* in 370 cm^3 H_2O

				1 3·6 6	2·5 5·1 7·7	28. Mai bis
				Hauptwurzeln braun, mit langem, reich verzweigtem, weißem Wurzelsystem	Stengel dick, hellgrün. stark und fest, fünf Pflanzen voll entwickelt	11. Juni Leuzin $0 \cdot 054\,g$
				1 3·5 6	3·2 5·1 7	28. Mai bis
				Wurzeln hell, stark, Nebenwurzeln, weiß, reich verzweigt, kurz	Stengel mäßig dünn, Blätter entfaltet	11. Juni Tyrosin $0 \cdot 054\,g$ in 370 cm^3 H_2O

Tabelle III.

Stickstofffreie Nährlösung (anorgan. N)		Stickstofffrei[1] + 5 Amiden		Stickstofffrei + 1 Amid		
Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	Wurzeln	oberirdische Organe	
1 7 13	1 3·8 6·5	1 2 3	1·2 2·9 4·5	0·2 2·6 5	2·5 4·3 6·1	9. bis 23. Febr.
Wurzeln weiß, lang, lange, dünne weiße Nebenwurzeln	Stengel hell, dünn, Blätter grün und entfaltet	Hauptwurzeln braun, dick, keine Nebenwurzeln, nur Bulbillen	Stengel dick, dunkel, gekrümmt Blätter wenig ausgebildet, fünf Pflanzen verkümmert	Hauptwurzeln braun, dick, kurze, dicke Nebenwurzeln oder Bulbillen	Sehr dicke, grüne Stengel, Blätter schön grün, meist entfaltet	Alanin 0·212 *g* in 370 *cm*³ H_2O
1 5·5 10	2·5 4·3 6	0·9 3·9 7	2·4 4·2 6	2 3·5 5	2·5 3·8 5	26. Febr. bis 13. März
Braune Hauptwurzeln mit vielen dünnen, weißen Nebenwurzeln	Stengel mäßig dick, Blätter zum Teil entfaltet	Braun mit einigen langen, starken Nebenwurzeln, viele dicke Bulbillen	Stengel ziemlich dünn, Blätter nur bei einer Pflanze	Kurze, dicke oder fädig endende Nebenwurzeln, Hauptwurzeln braun, dick	Stengel mäßig dick, Blätter meist ausgebildet	Glykokoll 0·212 *g*

3 8 13	3·2 5·1 7	3·7 5·8 7·5	3 4 5	0·5 5·3 10	2·5 3·9 5·3	27. März bis 10. April
Sehr lange, weiße oder schwach gelbliche Hauptwurzeln, wenig dünne, weiße Nebenwurzeln	Wie vorher	Hauptwurzeln sehr lang, braun, spärliche Nebenwurzeln, sehr dicke, weiße Bulbillen	Stengel mäßig dick, hellgrün, gekrümmt, keine Blattentfaltung	Hauptwurzeln gelblich, Nebenwurzeln dünn, weiß, lang	Stengel mäßig dick, Blätter bei sechs Pflanzen entfaltet	Oxamid 0·058 *g*
0·5 4 7·5	2·5 4·8 7	0·5 3 5·5	1 3·5 6	0·5 4·3 8	2 4·4 6·8	23. April bis 7. Mai
Wie vorher	Wie vorher	Wurzeln zum größten Teil abgestorben	Stengel schlaff, Blätter sämtlich zugrunde gegangen	Lange, braune Hauptwurzeln mit ziemlich dicken, langen, weißen Nebenwurzeln	Stengel hellgrün, Blätter bei acht Pflanzen ausgebildet	Leuzin 0·054 *g*

[1] Das »stickstofffrei« bezieht sich stets auf anorganischen Stickstoff.